Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **13**, 1991,
section B, *Adansonia*, nos 1-2 : 25-46.

Les stratégies de reproduction du complexe polyploïde *Ornithogalum umbellatum* (*Hyacinthaceae*) en France

J. MORET

Résumé : *Ornithogalum umbellatum* L. (*Hyacinthaceae*) comprend en France une série polyploïde (2x, 3x, 4x, 5x, 6x). Ce complexe met en jeu deux stratégies de reproduction : reproduction sexuée et apomixie. La reproduction sexuée se fait par allogamie, l'apomixie par multiplication végétative. La balance de ces deux modes de reproduction, ainsi que la viabilité pollinique, sont étudiées en détail pour les différents niveaux de ploïdie. Les diploïdes se reproduisent surtout par voie sexuée, les polyploïdes par multiplication végétative. Les diploïdes, quand ils se trouvent dans des milieux perturbés, peuvent également se propager par multiplication végétative. La balance des deux modes de reproduction est différente suivant le niveau de ploïdie. Il existe une bonne corrélation entre le type de propagules et les différents morphes du complexe : « sister bulbs » pour le morphe diploïde, caïeux pour le morphe triploïde et bulbilles pour les morphes >3x. Ces résultats sont discutés dans le cadre de la systématique du genre, en liaison avec la macromorphologie et la cytogénétique ainsi que dans le cadre des autres complexes polyploïdes.

Summary : *Ornithogalum umbellatum* L. (*Hyacinthaceae*) in France consists of a polyploid series (2x, 3x, 4x, 5x, 6x). This complex uses two reproductive strategies : sexual reproduction and apomixy. Sexual reproduction is by allogamy, apomixy by vegetative reproduction. The balance between these modes of reproduction, as well as the viability of pollen, are studied in detail at the different levels of polyploidy. The diploids reproduce mainly by sexual means, the polyploids by vegetative reproduction. The diploids, when occuring in disturbed habitats, are equally capable of vegetative reproduction. The balance between the two modes of reproduction differs according to the level of polyploidy. A good correlation exists between the type of propagules and the different morphes of the complex : sister-bulbs for the diploid morph, offsets for the triploid morph and bulblets for the morph > 3x. These results are discussed in the framework of the systematics of the genus, in relation to the macromorphology and cytogenetics, as well as in relation with other polyploid complexes.

Jacques Moret, Laboratoire de Biologie végétale, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Le sous-genre *Heliocharmos* Baker du genre *Ornithogalum* L. (*Hyacinthaceae*) comprend en France une série polyploïde complète s'étendant du niveau 2x au niveau 6x ($2n$ = 2x = 18, $2n$ = 3x = 27, $2n$ = 4x = 36, $2n$ = 5x = 45, $2n$ = 6x = 54). Cette série polyploïde a fait l'objet d'études biosystématiques récentes par RAAMSDONK (RAAMSDONK, 1982, 1984, 1986,

1987 ; RAAMSDONK & HERINGA, 1987), ainsi que par le présent auteur (MORET, sous presse ; MORET et al., sous presse).

Les conclusions de ces études ne sont pas les mêmes quant à l'interprétation biologique de ce complexe. RAAMSDONK distingue trois espèces : *O. monticolum* Jord. & Fourr. (cytotypes 2x), *O. angustifolium* Bor. (cytotypes 2x, 3x et 4x) et *O. umbellatum* L. (cytotypes 4x, 5x et 6x). Pour notre part, nous interprétons cette série comme un complexe polyploïde d'une seule espèce (*O. umbellatum* L.) comprenant trois morphes : un morphe diploïde, un morphe triploïde et un morphe rassemblant les niveaux de ploïdie supérieurs à 3x (4x, 5x et 6x).

L'analyse morphologique précise de chaque niveau de ploïdie (MORET, sous presse) a mis en évidence des voies d'évolution différentes. Chez les diploïdes et les hexaploïdes, il existe un début de différenciation morphologique en fonction de l'origine géographique des populations. Les diploïdes en provenance des Alpes se séparent de ceux des autres régions ; les hexaploïdes du Midi de la France se distinguent de ceux du Val-de-Loire. Les triploïdes montrent une différenciation encore plus nette en fonction de leur origine géographique ; on peut ainsi distinguer facilement les individus du Bassin Parisien, du Val-de-Loire et ceux de Provence. Enfin, dans quelques populations coexistent plusieurs niveaux de ploïdie et si dans le Val-de-Loire il est facile de les distinguer morphologiquement, il n'en est pas de même en Provence.

Dans cet article, nous présentons les résultats d'une étude sur les stratégies de reproduction (reproduction sexuée et multiplication végétative), ainsi que sur la fertilité pollinique de chaque niveau de ploïdie du complexe en France. Les résultats de ces recherches sont discutés par rapport aux données morphologiques acquises précédemment, ainsi que dans le cadre des complexes polyploïdes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. ORIGINE DES POPULATIONS ÉTUDIÉES

Nous avons prospecté un grand nombre de populations en France (Tableau 1). Un échantillonnage a été effectué pour chaque population de manière à essayer d'appréhender au mieux la variabilité. Pour ce faire, les individus ont été prélevés au hasard sur l'ensemble de la surface occupée par chaque population. Toutes ces récoltes sont représentatives de l'ensemble des morphes et des niveaux de ploïdie présents en France, d'après la littérature et nos propres observations. Les individus ont été récoltés sous forme de bulbes, puis cultivés en jardin expérimental au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Les spécimens de travail constituent une collection de référence. Tous les individus étudiés ont fait l'objet d'une numération chromosomique.

2. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION SEXUÉE

— *Fécondation libre* : les plantes sont laissées sans aucune protection en jardin expérimental, les capsules sont recueillies juste avant la déhiscence.

— *Autofécondation* : les plantes sont isolées par une cloche de tulle à mailles très fines (0,25 mm) qui empêche la venue des insectes pollinisateurs (l'espèce est entomophile).

— *Agamospermie* : le style de la fleur est sectionné à la base du stigmate quand le bouton est encore jeune de façon à prévenir toute fécondation.

— *Viabilité pollinique* : la fertilité du pollen a été testée en utilisant le réactif d'ALEXANDER (1969). Pour chaque individu, un échantillon de 500 grains a été analysé.

Le choix des différents paramètres utilisés pour exprimer l'effort reproductif a été discuté dans une précédente publication (MORET, 1987). Les différences entre les moyennes ont été analysées à l'aide d'un test « t » ou par une analyse de variance. Les valeurs de « t » et de « F » (rapport des variances) sont indiquées dans les tableaux.

TABLEAU 1 : Origine des populations étudiées et nombre d'individus par population pour chaque étude. FL : fécondation libre, AU : autogamie, VP : viabilité pollinique, AG : agamospermie, MV : multiplication végétative, BP : Bassin Parisien, MCF : Massif Central Français, V-d-L : Val-de-Loire.

N°	RÉGION	DÉPT. LOCALITÉ	FL	AU	AG	VP	MV
Diploïdes							
88-06	Pyrénées	P. Orientales, Pic Neulos	8			15	27
88-42	MCF	Lozère, St-Chély-du-Tarn	6			6	25
88-43	«	« Aven Armand	14			14	29
88-44	«	« Causse Méjean				29	29
88-45	«	« Recoulette	8	9		2	30
88-50	«	« St-Laurent-de-Trèves	16				29
88-51	«	« Le Pompidou	5			3	28
86-01	Provence	Vaucluse, Oppède-le-Vieux					11
87-06	«	« Cabrières-d'Avignon	15	3		12	30
88-15	«	« Petit Lubéron				6	27
88-57	«	« Grand Lubéron	7			11	26
87-16	«	Var, La Sainte-Baume					22
87-19	«	« Pennafort	6	3		5	20
88-12	«	« St-Tropez				8	28
88-61	«	Alpes de-Hte-Pce, Montagne de Lure	7			16	25
88-67	Alpes	Alpes-de-Hte-Pce, Barcelonnette	11			11	29
88-76	«	« St-Paul/Ubaye	10			7	29
88-64	«	Hautes-Alpes, Col de Freissinouse	12	4		1	21
88-81	«	« Vallouise	9	4		2	29
88-83	«	« Névache	4	3		10	24
88-84	«	« Lautaret	10			14	25
88-69	«	Alpes-Maritimes, Col des Champs				4	27
88-70	»	« St-Martin-d'Entraumes				3	14

N°	Région	Dépt. Localité	FL	AU	AG	VP	MV
88-85	«	Savoie, Valloire	7			18	26
88-88	«	« Méribel	19			13	28
Triploïdes							
88-02	BP	Seine-et-Marne, Montcourt					30
88-16	«	Loiret, Montargis	7			8	29
88-18	«	Nièvre, Pouilly	2			2	29
86-01	Provence	Vaucluse, Oppède-le-Vieux					5
87-14	«	Bouches-du-Rhône, Auriol					3
88-25	V-d-L	Indre-et-Loire, Nazelles Négron	6			9	14
88-27	«	« Restigné 1	9			12	22
88-29	«	« Restigné 2	6			6	21
88-39	«	Maine-et-Loire, Montpollin					14
Tétraploïdes							
85-01	Midi	Bouches-du-Rhône, Barbentane	16	7	6	10	30
85-05	«	Gard, Valliguières	16			13	30
87-09	«	« Argilliers	14	3	2	11	23
86-01	«	Vaucluse, Oppède-le-Vieux					7
Pentaploïdes							
Populations homogènes							
87-07		Bouches-du-Rhône, Albaron	16			14	21
88-09		Var, Le Muy	14	5		7	28
88-13		« La Londe-les-Maures	15	4		8	26
Populations hétérogènes							
88-14		Vaucluse, Ménerbes	6			4	8
88-29		Indre-et-Loire, Restigné 2	4			3	4
88-35		Maine-et-Loire, Dodineau				3	3
Hexaploïdes							
86-04	Midi	Bouches-du-Rhône, Carry-le-Rouet	12		3	11	30
87-14	«	« Auriol	22			14	22
87-12	«	Vaucluse, Malaucène				11	16
88-14	«	« Ménerbes	14			13	19
87-18	«	Var, Fayence	6			4	
88-08	«	Gard, St-Gilles	15	5	5	7	30
88-04	«	Hérault, St-Jean-de-Védas	12	7	4	13	25
88-24	V-d-L	Loir-et-Cher, Château du Pray	16	5	2	12	27
88-25	«	Indre-et-Loire, Nazelles Négron	17			15	11
88-26	«	« Vouvray 1	12			16	20
88-27	«	« Vouvray 2	4			5	6
88-29	«	« Restigné	5	7		5	
88-35	«	Maine-et-Loire, Dodineau	14	8	4	13	27

3. MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Chaque individu a été dépoté pendant la période estivale de repos et le nombre de propagules compté. Trois procédés de multiplication végétative ont été observés (Fig. 1) :

— le cas où le bulbe initial se divise en deux bulbes de taille sensiblement égale ; ces deux bulbes, qui portent toujours des feuilles, sont capables de fleurir dès l'année suivante (ce sont des « sister bulbs » au sens de LANDSTRÖM, 1989) ;

— le cas où le bulbe principal produit des caïeux, c'est-à-dire de gros bulbes secondaires, portant des feuilles, situés sous les écailles externes et capables de fleurir dès l'année suivante s'ils sont détachés du bulbe principal ;

— le cas où le bulbe principal produit des bulbilles, c'est-à-dire de petits bulbes, situés à la base du bulbe principal sous la dernière tunique desséchée ; ces bulbilles ne portent jamais de feuilles et ne commencent à grandir que si elles sont détachées du bulbe principal ; leur floraison n'intervient que plusieurs années après cette séparation.

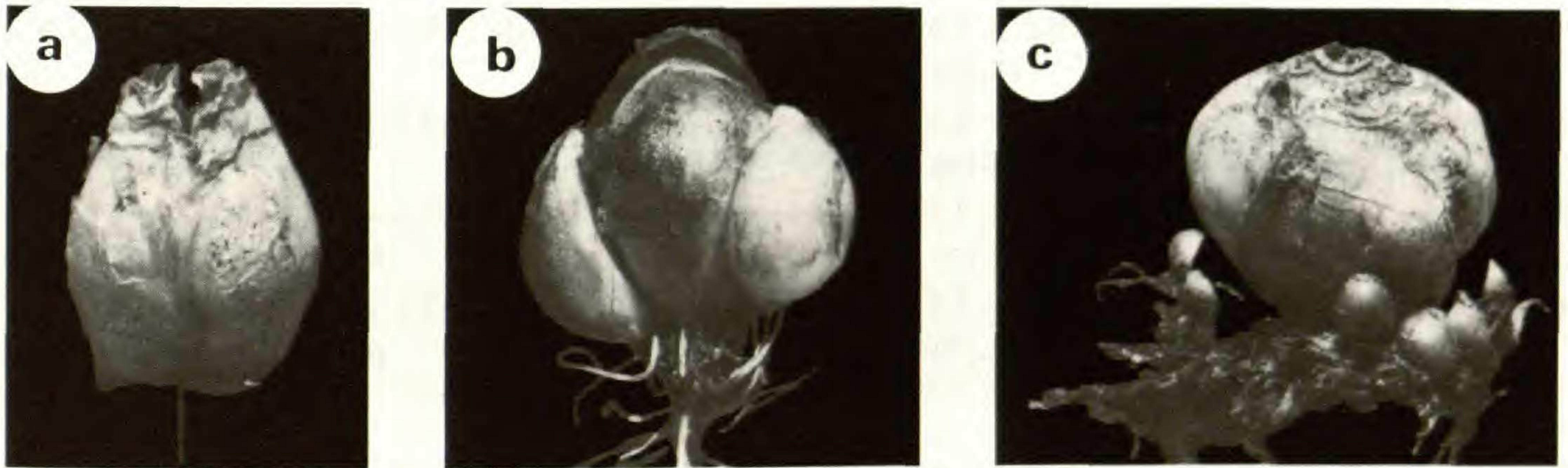


Fig. 1. — Les trois types de propagules formées chez **Ornithogalum umbellatum** en France : **a**, « sister bulbs », le bulbe principal se divise en deux bulbes sensiblement égaux ; **b**, caïeux, le bulbe principal forme de gros bulbes secondaires en petit nombre ; **c**, bulbilles, le bulbe principal forme de nombreux petits bulbes secondaires à sa base. Echelle : 1/1.

RÉSULTATS

1. LES DIPLOÏDES

Les diploïdes proviennent de quatre régions en France : Provence, Alpes, Massif Central et Pyrénées, mais les études morphologiques ont montré que l'on ne pouvait différencier que deux morphes : l'un correspondant aux populations des Alpes, l'autre à celui des autres populations.

REPRODUCTION SEXUÉE (Tableaux 2 et 4).

Si l'on considère les populations des quatre grandes provenances, les populations du Massif Central se singularisent par des valeurs plus réduites des différents paramètres, ce qui

est particulièrement vrai pour le nombre de graines par individu qui est très significativement inférieur à celui des autres origines. Par contre, si l'on considère les deux groupes morphologiques (Alpes et autres provenances), toutes les variables sont homogènes.

TABLEAU 2 : Fertilité comparée en fécondation libre des différents niveaux de ploïdie et détail pour les populations diploïdes. La moyenne de chaque caractère est accompagnée de l'écart type, ainsi que des valeurs extrêmes (entre parenthèses).

GROUPES DE POPULATIONS	NOMBRE D'INDIVIDUS	NOMBRE TOTAL DE FLEURS	NOMBRE DE FLEURS/ INDIVIDU	NOMBRE TOTAL DE CAPSULES	NOMBRE DE CAPSULES/ INDIVIDU	NOMBRE TOTAL DE GRAINES	NOMBRE DE GRAINES/ INDIVIDU	NOMBRE DE CAPSULES/ FLEUR	NOMBRE DE GRAINES/ FLEUR
1. **Les différents niveaux de ploïdie**									
Diploïdes	174	1377	7,9 ± 3,3 (3-19)	446	2,6 ± 2,2 (0-12)	2841	16,3 ± 20,3 (0-131)	0,4 ± 0,4 (0-1)	2,0 ± 2,1 (0-11,9)
Triploïdes	30	201	6,7 ± 2,6 (3-16)	58	1,9 ± 2,9 (0-14)	278	9,3 ± 13,7 (0-65)	0,2 ± 0,6 (0-1)	1,2 ± 1,4 (0-4,1)
Tétraploïdes	46	356	7,7 ± 3,0 (4-16)	123	2,7 ± 1,6 (0-7)	656	14,3 ± 11,4 (0-45)	0,4 ± 0,3 (0-1)	1,9 ± 1,6 (0-7,5)
Pentaploïdes	55	342	6,2 ± 2,2 (2-12)	60	1,1 ± 1,7 (0-6)	299	5,4 ± 11,3 (0-56)	0,2 ± 0,3 (0-1)	0,9 ± 1,7 (0-6,4)
Hexaploïdes	149	1180	7,9 ± 3,2 (2-17)	367	2,5 ± 2,7 (0-11)	1946	13,1 ± 20,9 (0-132)	0,4 ± 0,4 (0-1)	2,1 ± 3,4 (0-25)
2. **Les populations diploïdes**									
Pyrénées	8	58	7,3 ± 2,0 (6-12)	20	1,2 ± 1,1 (1-4)	134	16,8 ± 13,1 (6-39)	0,4 ± 0,2 (0-1)	2,4 ± 1,9 (0,7-5,6)
Massif Central	49	347	7,1 ± 3,3 (3-19)	99	2,0 ± 1,9 (0-9)	444	9,1 ± 12,3 (0-61)	0,3 ± 0,2 (0-1)	1,3 ± 1,6 (0-6,8)
Provence	35	290	8,3 ± 4,0 (3-17)	100	2,9 ± 2,5 (0-9)	679	19,4 ± 27,0 (0-131)	0,4 ± 0,3 (0-1)	2,3 ± 2,7 (0-11,9)
Alpes	82	682	8,3 ± 3,0 (3-17)	227	2,8 ± 2,4 (0-12)	1584	19,3 ± 20,7 (0-94)	0,4 ± 0,5 (0-1)	2,3 ± 2,1 (0-8,8)

VIABILITÉ POLLINIQUE (Tableaux 5 et 7).

Il existe une différence très significative entre le groupe des populations de Provence et du Massif Central d'une part et celui des Alpes et des Pyrénées d'autre part.

MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE (Tableaux 5 et 7).

La situation est plus complexe. Deux populations originaires de Provence (86-01 et 88-12) sont très différentes des autres. Elles se singularisent par le nombre très élevé de propagules et

TABLEAU 3 : Fertilité comparée en fécondation libre pour les populations triploïdes, pentaploïdes, hexaploïdes et les populations du Val-de-Loire. La moyenne de chaque caractère est accompagnée de l'écart type, ainsi que des valeurs extrêmes (entre parenthèses).

GROUPES DE POPULATIONS	NOMBRE D'INDIVIDUS	NOMBRE TOTAL DE FLEURS	NOMBRE DE FLEURS/ INDIVIDU	NOMBRE TOTAL DE CAPSULES	NOMBRE DE CAPSULES/ INDIVIDU	NOMBRE TOTAL DE GRAINES	NOMBRE DE GRAINES/ INDIVIDU	NOMBRE DE CAPSULES/ FLEUR	NOMBRE DE GRAINES/ FLEUR
1. **Les populations triploïdes**									
Bassin Parisien	9	60	6,7 ± 1,9 (4-9)	13	1,4 ± 1,8 (0-5)	61	6,8 ± 10,1 (0-29)	0,2 ± 0,2 (0-1)	0,9 ± 1,4 (0-4,1)
Val-de-Loire	21	141	6,7 ± 2,9 (3-16)	45	2,1 ± 3,3 (0-14)	217	10,3 ± 15,1 (0-65)	0,3 ± 0,3 (0-1)	1,3 ± 1,4 (0-4,1)
2. **Les populations pentaploïdes**									
Populations homogènes	45	286	6,4 ± 2,3 (2-12)	26	0,6 ± 1,3 (0-6)	110	2,4 ± 8,7 (0-56)	0,08 ± 1,6 (0-1)	0,3 ± 1,0 (0-4,7)
Populations hétérogènes	10	56	5,6 ± 1,7 (3-8)	34	1,4 ± 1,4 (1-6)	189	19,8 ± 12,5 (2-40)	0,6 ± 0,3 (0-1)	3,5 ± 1,9 (0,3-6,4)
3. **Les populations hexaploïdes**									
Midi	81	392	8,5 ± 3,2 (3-17)	138	1,7 ± 2,3 (0-10)	966	11,9 ± 25,6 (0-132)	0,3 ± 0,4 (0-1)	1,8 ± 3,6 (0-16,1)
Val-de-Loire	68	488	7,2 ± 2,9 (2-15)	229	2,8 ± 2,9 (0-11)	980	14,4 ± 13,3 (0-58)	0,5 ± 0,4 (0-1)	2,5 ± 3,2 (0-25)
4. **Les populations du Val-de-Loire**									
Triploïdes	21	141	6,7 ± 2,9 (3-16)	45	2,1 ± 3,3 (0-14)	217	10,3 ± 15,1 (0-65)	0,3 ± 0,3 (0-1)	1,3 ± 1,4 (0-4,1)
Pentaploïdes	4	24	6,0 ± 1,6 (4-8)	14	3,5 ± 1,3 (2-5)	63	15,8 ± 8,7 (6-28)	0,2 ± 0,1 (0-1)	2,9 ± 1,1 (1,7-4)
Hexaploïdes	68	488	7,2 ± 2,9 (2-15)	229	2,8 ± 2,9 (0-11)	980	14,4 ± 13,3 (0-58)	0,5 ± 0,4 (0-1)	2,5 ± 3,2 (0-25)

par le type de celles-ci : se sont des bulbilles et non des « sister bulbs ». Si l'on exclut ces populations, il existe deux groupes dont les valeurs sont très significativement différentes : Provence, Massif Central et Alpes d'une part, Pyrénées d'autre part.

2. LES TRIPLOÏDES

L'étude morphologique avait distingué trois morphes : l'un correspondant aux populations du Val-de-Loire, un autre à celles du Bassin Parisien et un troisième à celles de Provence.

Tableau 4 : Comparaison des moyennes des caractères étudiés en fécondation libre pour différents groupes de populations à l'aide d'une analyse de variance ou d'un test t. Pour chaque comparaison sont donnés : le nombre de degrés de liberté (ddl), les valeurs F ou t ainsi que la probabilité (p) pour que la différence soit très significative (au seuil de 1 % : **), significative (au seuil de 5 % : *) ou non significative (ns).

Groupes de populations	Nombre de fleurs/individu	Nombre de capsules/individu	Nombre de graines/individu	Nombre de capsules/fleur	Nombre de graines/fleur
1. **Les différents niveaux de ploïdie**					
5 groupes (2x, 3x, 4x, 5x, 6x)	ddl = 4/449 F = 4,327 p : **	ddl = 4/449 F = 4,919 p : **	ddl = 4/449 F = 4,027 p : **	ddl = 4/449 F = 4,273 p : **	ddl = 4/449 F = 2,970 p : *
4 groupes (2x, 3x, 4x, 6x)	ddl = 3/395 F = 1,361 p : ns	ddl = 3/395 F = 0,687 p : ns	ddl = 3/395 F = 1,523 p : ns	ddl = 3/395 F = 1,329 p : ns	ddl = 3/395 F = 1,048 p : ns
2. **Les populations diploïdes**					
4 groupes (Pyrénées, Massif Central, Provence, Alpes)	ddl = 3/170 F = 1,730 p : ns	ddl = 3/170 F = 1,403 p : ns	ddl = 3/170 F = 3,048 p : *	ddl = 3/170 F = 0,781 p : ns	ddl = 3/170 F = 2,519 p : ns
3 groupes (Pyrénées, Provence, Alpes)	ddl = 2/122 F = 0,393 p : ns	ddl = 2/122 F = 0,077 p : ns	ddl = 2/122 F = 0,051 p : ns	ddl = 2/122 F = 0,069 p : ns	ddl = 2/122 F = 0,016 p : ns
2 groupes (Alpes et autres populations)	ddl = 172 t = 1,5440 p : ns	ddl = 172 t = 1,1350 p : ns	ddl = 172 t = 1,8383 p : ns	ddl = 172 t = 1,1694 p : ns	ddl = 172 t = 1,4940 p : ns
3. **Les populations triploïdes**					
2 groupes (Bassin Parisien et Val-de-Loire)	ddl = 28 t = 0,0534 p : ns	ddl = 28 t = 0,7486 p : ns	ddl = 28 t = 0,7559 p : ns	ddl = 28 t = 0,9391 p : ns	ddl = 28 t = 0,07880 p : ns
4. **Les populations pentaploïdes**					
2 groupes (Populations homogènes et populations hétérogènes)	ddl = 53 t = 1,2434 p : ns	ddl = 53 t = 5,7573 p : **	ddl = 53 t = 3,9604 p : **	ddl = 53 t = 5,6126 p : **	ddl = 53 t = 5,0876 p : **
5. **Les populations hexaploïdes**					
2 groupes (Midi et Val-de-Loire)	ddl = 147 t = 2,7099 p : **	ddl = 147 t = 3,8953 p : **	ddl = 147 t = 0,7601 p : ns	ddl = 147 t = 3,6552 p : **	ddl = 147 t = 1,1132 p : ns

Groupes de populations	Nombre de fleurs/ individu	Nombre de capsules/ individu	Nombre de graines/ individu	Nombre de capsules/ fleur	Nombre de graines/ fleur
6. **Les populations du Val-de-Loire**					
3 groupes (Triploïdes, pentaploïdes et hexaploïdes)	ddl = 2/90 F = 0,466 p : **	ddl = 2/90 F = 1,490 p : ns	ddl = 2/90 F = 0,776 p : ns	ddl = 2/90 F = 3,488 p : *	ddl = 2/90 F = 1,1343 p : ns
2 groupes (Pentaploïdes et hexaploïdes)	ddl = 70 t = 1,3214 p : ns	ddl = 70 t = 0,1813 p : ns	ddl = 70 t = 0,2875 p : ns	ddl = 70 t = 0,2113 p : ns	ddl = 70 t = 0,6438 p : ns
2 groupes (Triploïdes et pentaploïdes + hexaploïdes)	ddl = 91 t = 0,5501 p : ns	ddl = 91 t = 1,5766 p : ns	ddl = 91 t = 1,1411 p : ns	ddl = 91 t = 3,2101 p : *	ddl = 91 t = 2,4059 p : *

Reproduction sexuée (Tableaux 3 et 4).

Il n'existe aucune différence significative entre les populations du Bassin Parisien et celles du Val-de-Loire. L'étude des triploïdes de Provence n'a pu être réalisée.

Viabilité pollinique (Tableaux 6 et 8).

Les individus en provenance du Bassin Parisien ont une viabilité supérieure à ceux du Val-de-Loire et cette différence est très significative. L'étude des triploïdes de Provence n'a pu être réalisée.

Multiplication végétative (Tableaux 6 et 8).

Le nombre de propagules formées n'est pas significativement différent entre les populations du Bassin Parisien et celles du Val-de-Loire, par contre les populations de Provence produisent beaucoup plus de propagules et cette différence est très significative.

3. LES PENTAPLOÏDES

Les pentaploïdes se rencontrent dans deux types de stations : des stations homogènes sur le plan cytogénétique (c'est-à-dire dans lesquelles on ne trouve que des individus pentaploïdes) et des stations hétérogènes qui comportent des individus de plusieurs niveaux de ploïdie.

Reproduction sexuée (Tableaux 3 et 4).

Si les individus des populations hérétogènes ont le même nombre de fleurs que ceux des stations homogènes, par contre, les valeurs de tous les autres paramètres sont très supérieures à celles des populations homogènes.

Tableau 5 : Variation de la viabilité pollinique (exprimée en pourcentage de grains viables) et du nombre de propagules formées pour différents niveaux de ploïdie et détail pour les populations diploïdes. La moyenne de chaque caractère est accompagnée de l'écart type ainsi que des valeurs extrêmes (entre parenthèses).

Groupes de populations	Nombre d'individus	Viabilité du pollen	Nombre d'individus	Nombre de propagules
1. **Les différents niveaux de ploïdie**				
Diploïdes	210	70,3 ± 28,7 (0-99,6)	638	1,7 ± 9,0 (0-102)
Triploïdes	37	73,2 ± 23,2 (7,3-98,7)	167	5,1 ± 7,0 (0-62)
Tétraploïdes	34	35,0 ± 25,8 (0-82,6)	90	51,4 ± 19,2 (12-109)
Pentaploïdes	39	23,0 ± 30,9 (0-93,2)	90	24,1 ± 19,5 (0-91)
Hexaploïdes	139	52,1 ± 32,2 (0-98,1)	233	29,4 ± 19,1 (0-114)
2. **Les populations diploïdes**				
Pyrénées	15	88,7 ± 15,3 (43,5-99,6)	27	0,5 ± 1,2 (0-4)
Massif Central	54	63,1 ± 31,8 (0-99,6)	170	0,2 ± 0,6 (0-3)
Provence (Toutes pop.)	58	58,8 ± 31,4 (0-96,3)	189	5,4 ± 16,0 (0-102)
Provence (Sauf 86-01 et 88-12)	—	—	150	0,1 ± 0,5 (0-4)
Provence (86-01 et 88-12)	—	—	39	25,8 ± 27,3 (0-102)
Alpes	83	79,8 ± 21,0 (0-98,8)	252	0,2 ± 0,5 (0-4)

Viabilité pollinique (Tableaux 6 et 8).

La viabilité pollinique des populations hétérogènes est très supérieure à celle des populations homogènes et cette différence est très significative.

Multiplication végétative (Tableaux 6 et 8).

Il n'existe aucune différence significative entre les deux types de populations.

TABLEAU 6 : Variation de la viabilité pollinique (exprimée en pourcentage de grains viables) et du nombre de propagules formées pour les populations triploïdes, pentaploïdes, hexaploïdes et les populations du Val-de-Loire. La moyenne de chaque caractère est accompagnée de l'écart type ainsi que des valeurs extrêmes (entre parenthèses).

GROUPES DE POPULATIONS	NOMBRE D'INDIVIDUS	VIABILITÉ DU POLLEN	NOMBRE D'INDIVIDUS	NOMBRE DE PROPAGULES
1. **Les populations triploïdes**				
Bassin Parisien	10	96,2 ± 3,8 (87,4-98,7)	88	3,9 ± 1,5 (1-9)
Val-de-Loire	27	64,7 ± 21,5 (7,3-96,1)	71	4,2 ± 1,1 (2-7)
Provence (86-01 et 87-14)	—	— —	8	28,6 ± 22,0 (4-62)
2. **Les populations pentaploïdes**				
Populations homogènes	29	7,4 ± 8,5 (0-32,1)	75	25,8 ± 19,4 (0-91)
Populations hétérogènes	10	68,2 ± 27,7 (0,95-93,2)	15	15,9 ± 18,6 (0-65)
3. **Les populations hexaploïdes**				
Midi	73	43,9 ± 34,2 (0-98,1)	142	30,9 ± 19,9 (0-114)
Val-de-Loire	66	61,2 ± 27,5 (0-97,3)	91	27,0 ± 17,5 (1-76)
4. **Les populations du Val-de-Loire**				
Triploïdes	27	64,7 ± 21,5 (7,3-96,1)	71	4,2 ± 1,1 (2-7)
Pentaploïdes	6	65,6 ± 34,1 (1,0-93,2)	7	24,7 ± 23,9 (3-65)
Hexaploïdes	66	61,2 ± 27,5 (0-97,3)	91	27,0 ± 17,5 (1-76)

4. LES HEXAPLOÏDES

Sur le plan morphologique, on peut déceler une légère différence entre les individus en provenance du Val-de-Loire et ceux du Midi de la France.

REPRODUCTION SEXUÉE (Tableaux 3 et 4).

Certains paramètres sont très différents entre les deux groupes de populations, mais les deux paramètres qui expriment le mieux l'effort reproductif (nombre moyen de graines par

individu et par fleur) ne sont pas significativement différents entre les deux groupes de populations.

VIABILITÉ POLLINIQUE (Tableaux 6 et 8).

La viabilité pollinique des populations de Provence est inférieure à celle de populations du Val-de-Loire et cette différence est très significative.

MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE (Tableaux 6 et 8).

Il n'y a pas de différence significative entre les populations des deux origines.

5. LES POPULATIONS DU VAL-DE-LOIRE

Dans le Val-de-Loire coexistent, parfois dans la même population, des individus triploïdes et des individus hexaploïdes (ainsi que quelques pentaploïdes sporadiques). Nous avons montré (MORET, sous presse) qu'il y avait en fait deux morphes : un correspondant aux triploïdes et un autre englobant les hexaploïdes et les pentaploïdes.

REPRODUCTION SEXUÉE (Tableaux 3 et 4).

Il n'y a pas de différence entre les individus pentaploïdes et hexaploïdes. Si l'on considère les deux morphes, le nombre de capsules par fleur et le nombre de graines par fleur sont plus réduits dans le cas des triploïdes et cette différence est significative. Les autres paramètres ne sont pas significativement différents.

VIABILITÉ POLLINIQUE (Tableaux 6 et 8).

Il n'existe pas de différence significative entre les deux morphes.

MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE (Tableaux 6 et 8).

Le groupe penta- et hexaploïdes produit beaucoup plus de propagules que les triploïdes et cette différence est significative. D'autre part, les triploïdes produisent des caïeux, alors que l'autre morphe propage des bulbilles.

6. COMPARAISON DES DIFFÉRENTS NIVEAUX DE PLOÏDIE

REPRODUCTION SEXUÉE (Tableaux 2 et 4 ; Fig. 2).

Quel que soit le paramètre envisagé, il existe deux groupes : un groupe formé par les di-, tri-, tétra- et hexaploïdes et un autre correspondant aux pentaploïdes. Toutes les moyennes ont une valeur très significativement différente entre ces deux groupes, les pentaploïdes ayant toujours des valeurs inférieures à celles du premier groupe. Par contre les différences entre les niveaux de ploïdie du premier groupe ne sont pas significatives.

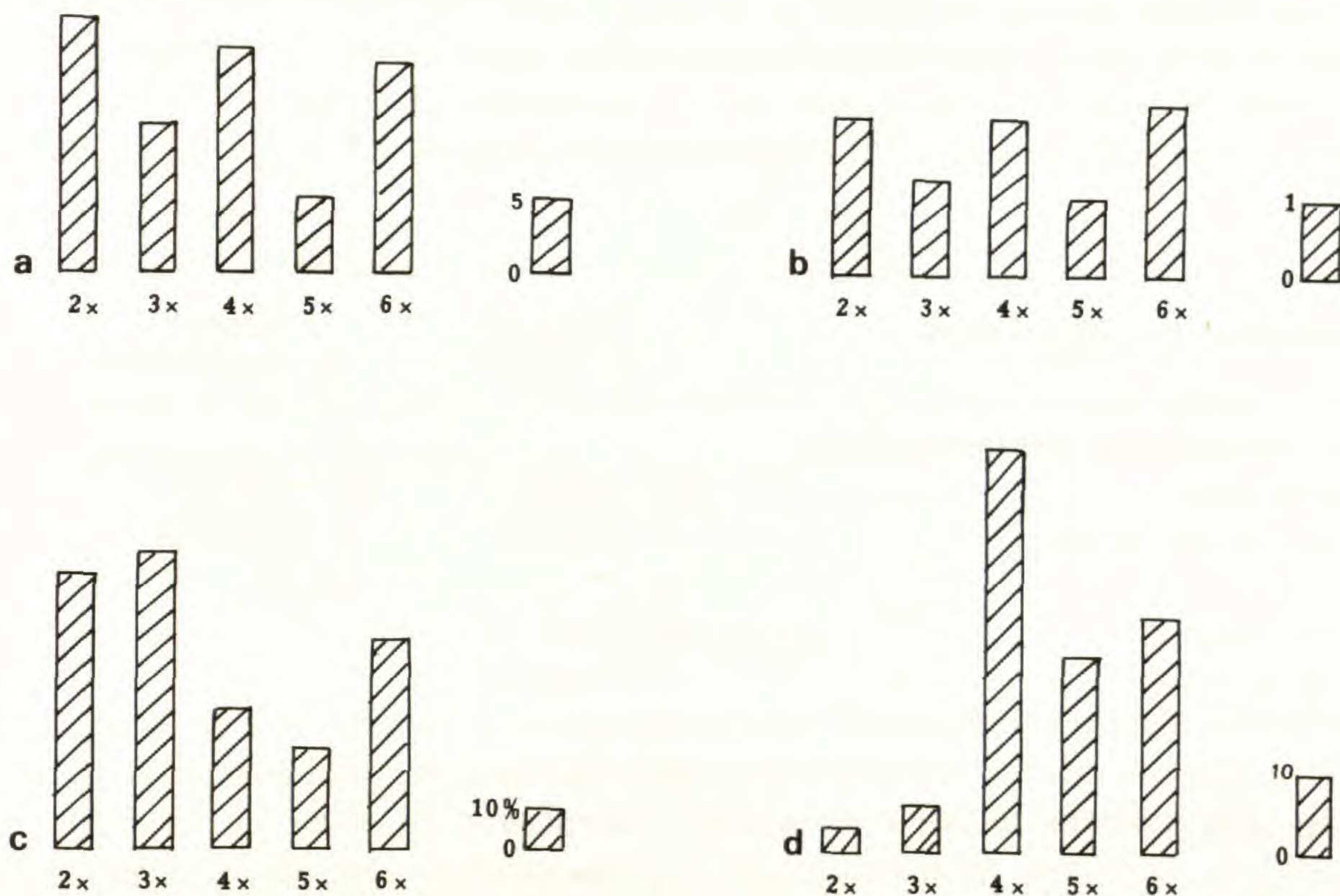


Fig. 2. — Comparaison des stratégies de reproduction pour les différents niveaux de ploïdie du complexe **Ornithogalum umbellatum** en France. Les valeurs sont celles données dans les tableaux 2, 3, 5 et 6. **a**, nombre moyen de graines par individu en fécondation libre ; **b**, nombre moyen de graines par fleur en fécondation libre ; **c**, pourcentage de viabilité du pollen ; **d**, nombre moyen de propagules formées.

VIABILITÉ POLLINIQUE (Tableaux 5 et 7 ; Fig. 2).

Trois groupes peuvent être distingués par degré décroissant de viabilité : les di- et triploïdes, les hexaploïdes, les tétra- et pentaploïdes. Les différences entre ces trois groupes sont très significatives. Encore une fois, ce sont les pentaploïdes qui présentent les performances les plus basses.

MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE (Tableaux 5 et 7 ; Fig. 2).

Au niveau de confiance 5 % on peut distinguer les 5 groupes avec, par ordre décroissant de production de propagules : les tétraploïdes, les hexaploïdes, les pentaploïdes, les triploïdes et les diploïdes. Au niveau 1 %, les pentaploïdes et les hexaploïdes ne sont pas différents. Les propagules des diploïdes sont des « sister bulbs » (sauf pour les populations 86-01 et 88-12 pour lesquelles ce sont des bulbilles). Les triploïdes forment des caïeux (sauf les populations 86-01 et 87-14 qui forment des bulbilles). Enfin, les tétra-, penta- et hexaploïdes produisent toujours des bulbilles.

7. AUTOGAMIE ET AGAMOSPERMIE (Tableau 9).

Aucune graine n'a été obtenue dans ces conditions.

TABLEAU 7 : Comparaison des moyennes de la viabilité pollinique et du nombre de propagules pour les différents niveaux de ploïdie et les populations diploïdes à l'aide d'une analyse de variance ou d'un test t. Pour chaque comparaison sont donnés : le nombre de degrés de liberté (ddl), les valeurs F ou t, ainsi que la probabilité pour que la différence soit très significative (au seuil de 1 % : **), significative (au seuil de 5 % : *) ou non significative (ns).

GROUPES DE POPULATIONS	VIABILITÉ DU POLLEN	NOMBRE DE PROPAGULES
1. **Les différents niveaux de ploïdie**		
5 groupes (2x, 3x, 4x, 5x, 6x)	ddl = 4/454 F = 31,998 p : **	ddl = 4/1213 F = 426,744 p : **
2 groupes (2x et 3x)	ddl = 245 t = 0,6613 p : ns	
2 groupes (4x et 5x)	ddl = 71 t = 1,8069 p : ns	
2 groupes (5x et 6x)		ddl = 321 t = 2,1764 p : *
2. **Les populations diploïdes**		
4 groupes (Pyrénées, Massif Central Provence, Alpes)	ddl = 3/206 F = 10,561 p : **	ddl = 3/634 F = 15,568 p : **
4 groupes (mêmes groupes, populations 86-01 et 88-12 exclues)		ddl = 3/595 F = 4,446 p : **
3 groupes (Massif Central, Provence et Alpes)		ddl = 2/569 F = 2,158 p : ns
2 groupes (Alpes et autres populations)	ddl = 208 t = 4,3092 p : **	ddl = 570 t = 0,5473 p : ns
2 groupes (Provence et Massif Central)	ddl = 110 t = 0,7270 p : ns	
2 groupes (Pyrénées et Provence + Massif Central)	ddl = 125 t = 5,6211 p : **	

Groupes de populations	Viabilité du pollen	Nombre de propagules
2 groupes (Alpes et Provence + Massif Central)	ddl = 193 t = 5,0065 p : **	
2 groupes (Alpes et Pyrénées)	ddl = 96 t = 1,9582 p : *	
2 groupes (86-01 + 88-12 et autres populations de Provence)		ddl = 161 t = 5,8668 p : **

DISCUSSION

D'un point de vue général, il faut souligner que le complexe *O. umbellatum* a développé, en France, deux stratégies de reproduction : reproduction sexuée et apomixie. Toutefois, chaque stratégie ne revêt qu'une forme : allogamie dans le premier cas, multiplication végétative dans le second. L'autogamie et l'agamospermie semblent exclues. L'absence d'agamospermie dans le genre est générale, par contre certaines espèces peuvent se reproduire par autofécondation (Raamsdonk, 1985*b* ; Moret, 1987).

LES DIPLOÏDES

Le classement des régions géographiques en fonction de leurs performances relatives aux stratégies de reproduction ne correspond pas à la distinction des deux morphes réalisée lors de l'étude biométrique : sur le plan de la reproduction sexuée, ce sont les populations du Massif Central qui se distinguent des autres, alors que sur celui de la multiplication végétative, ce sont les individus des Pyrénées qui s'isolent (Tableau 10).

Considérons les deux populations de Provence qui produisent de nombreuses bulbilles. L'une (nº 86-01) se trouve dans une combe, au pied du Lubéron et c'est en fait une mosaïque d'individus diploïdes, triploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes qui forment tous des bulbilles. Elle se trouve, de plus, environnée par des populations polyploïdes qui produisent également des bulbilles. L'autre population (88-12), entièrement diploïde, se trouve à St-Tropez, dans un milieu très anthropomorphisé, également environnée de populations polyploïdes formant des bulbilles. Ces deux populations se trouvent dans des conditions très différentes des autres populations diploïdes de Provence qui occupent des zones de refuge, sur le sommet des chaînons provençaux (Ste-Baume, Ste-Victoire, Lubéron, Ventoux, Montagne de Lure, etc.) et qui sont par ailleurs homogènes sur le plan chromosomique. Quelle que soit l'origine génétique de l'aptitude à produire des bulbilles par ces populations (échange de gènes avec les polyploïdes ?), il faut admettre que les diploïdes sont également capables d'utiliser cette stratégie de reproduction.

Ainsi, contrairement à ce qui est parfois avancé (Raamsdonk, 1987), les polyploïdes ne

sont pas les seuls à coloniser les zones perturbées par la voie de la multiplication végétative. S'il faut donc établir une relation, c'est plus entre le type d'habitat (perturbé ou non) et le type de stratégie de reproduction qu'entre le type d'habitat et le niveau de ploïdie.

TABLEAU 8 : Comparaison des moyennes de la viabilité pollinique et du nombre de propagules pour les populations triploïdes, pentaploïdes, hexaploïdes et les populations du Val-de-Loire à l'aide d'une analyse de variance ou d'un test t. Pour chaque comparaison sont donnés : le nombre de degrés de liberté (ddl), les valeurs F ou t, ainsi que la probabilité pour que la différence soit très significative (au seuil de 1 % : **), significative (au seuil de 5 % : *) ou non significative (ns).

GROUPES DE POPULATIONS	VIABILITÉ DU POLLEN	NOMBRE DE PROPAGULES
1. **Les populations triploïdes**		
3 groupes		ddl = 2/164
(Bassin Parisien,		F = 103,211
Provence et Val-de-Loire)		p : **
2 groupes	ddl = 35	ddl = 157
(Bassin Parisien et	t = 7,3090	t = 1,4081
Val-de-Loire	p : **	p : ns
2. **Les populations pentaploïdes**		
2 groupes	ddl = 37	ddl = 88
(Populations homogènes	t = 6,8176	t = 1,8688
et populations hétérogènes)	p : **	p : ns
3. **Les populations hexaploïdes**		
2 groupes	ddl = 137	ddl = 231
(Midi et Val-de-Loire)	t = 3,2995	t = 1,5493
	p : **	p : ns
4. **Les populations du Val-de-Loire**		
3 groupes	ddl = 2/96	ddl = 2/166
(Triploïdes, pentaploïdes	F = 0,210	F = 56,747
et hexaploïdes)	p : ns	p : **
2 groupes		ddl = 96
(Pentaploïdes et		t = 0,2505
hexaploïdes)		p : ns
2 groupes		ddl = 167
(Triploïdes et pentaploïdes		t = 12,5312
+ hexaploïdes)		p : **

TABLEAU 9 : Fertilité comparée en autofécondation et étude de l'agamospermie pour différents niveaux de ploïdie.

NIVEAU DE PLOÏDIE	NOMBRE D'INDIVIDUS	NOMBRE TOTAL DE FLEURS	NOMBRE TOTAL DE CAPSULES
1. **Autofécondations**			
Diploïdes	26	179	0
Tétraploïdes	10	52	0
Pentaploïdes	9	62	0
Hexaploïdes	32	282	0
2. **Agamospermie**			
Tétraploïdes	8	48	0
Hexaploïdes	18	110	0

LES TRIPLOÏDES

Là encore, on ne retrouve pas de corrélation absolue avec les résultats morphologiques (Tableau 10). Sur le plan de la viabilité pollinique, les populations du Bassin Parisien se différencient bien de celles du Val-de-Loire, mais il n'en est pas de même sur le plan de la reproduction sexuée et sur celui de la multiplication végétative. Par contre, les individus de Provence se distinguent bien sur le plan de la multiplication végétative de ceux des autres origines. Leur production de propagules se rapproche plus de celle des tétra-, penta- et hexaploïdes, tant par le nombre que par le type (ce sont des bulbilles et non des caïeux). Or, nous avons montré (MORET et al., sous presse) que sur le plan morphologique, ces triploïdes de Provence se rapprochent plus du morphe qui comprend les niveaux de ploïdie > 3x que du morphe triploïde (populations du Bassin Parisien et du Val-de-Loire). Dans ce cas il y a bien une corrélation entre la morphologie et la stratégie de reproduction.

LES PENTAPLOÏDES

Les populations hétérogènes présentent un taux de reproduction sexuée supérieur à celui des populations homogènes, mais la formation de propagules est identique dans les deux cas. Là non plus, il n'y a pas de corrélation absolue entre tous les caractères (Tableau 10).

LES HEXAPLOÏDES

Comme pour les diploïdes, il n'y a pas de différence entre les stratégies des populations des deux origines géographiques. Seule la viabilité pollinique diffère (Tableau 10).

TABLEAU 10 : Synthèse des résultats pour les différents niveaux de ploïdie. Comparaison des données morphologiques, cytogénétiques et celles concernant les stratégies de reproduction. Abréviations : Nbr (nombre), pop. (populations).

NIVEAUX DE PLOÏDIE	CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES	CARACTÈRES LIÉS AUX STRATÉGIES DE REPRODUCTION		
		REPRODUCTION SEXUÉE	VIABILITÉ POLLINIQUE	MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE
Diploïdes	2 morphes : — Alpes — autres régions	Pop. MCF < pop. autres régions (Nbre de graines/individu en particulier)	Pop. Alpes et Pyrénées > pop. autres régions	« Sister bulbs » (sauf 2 pop. de Pce) Pop. Pyrénées > pop. autres régions
Triploïdes	3 morphes : — Bassin Parisien — Val-de-Loire — Provence	Pas de différence entre pop. Bassin Parisien et Val-de-Loire (pop. Provence non étudiées)	Pop. Bassin Parisien > pop. Val-de-Loire (pop. Provence non étudiées)	Pop. Bassin Parisien et Val-de-Loire : caïeux Pop. Provence : bulbilles Pop. Provence > > pop. Bassin Parisien et pop. Val-de-Loire Pop. Bassin Parisien = pop. Val-de-Loire
Pentaploïdes	Pas de différenciation morphologique entre pop. homogènes et pop. hétérogènes	Nbre de fleurs : pop. homogènes = pop. hétérogènes Autres paramètres : pop. hétérogènes > > pop. homogènes	Pop. hétérogènes > > pop. homogènes	Bulbilles Pas de différence entre pop. homogènes et pop. hétérogènes
Hexaploïdes	2 morphes : — Midi — Val-de-Loire	Pas de différence entre les deux morphes pour les paramètres indiquant l'effort reproductif	Pop. Midi < pop. Val-de-Loire	Bulbilles Pas de différence entre les deux morphes
Val-de-Loire	2 morphes : — Triploïdes — Pentaploïdes et hexaploïdes	Nbre de capsules/fleur et Nbre de graines/fleur : triploïdes < pentaploïdes + hexaploïdes Pas de différence entre les deux morphes pour les autres paramètres	Pas de différence entre les deux morphes	Triploïdes : caïeux ; pentaploïdes et hexaploïdes : bulbilles Pentaploïdes + hexaploïdes > > triploïdes

LES POPULATIONS DU VAL-DE-LOIRE

Les deux morphes se distinguent bien sur le plan des deux stratégies de reproduction : les hexaploïdes (et pentaploïdes) produisent plus de graines par fleur et plus de propagules que les triploïdes. Nous avons donc là concordance entre les données de la reproduction et celles de la morphologie (Tableau 10).

LES DIFFÉRENTS NIVEAUX DE PLOÏDIE

La comparaison avec les résultats des autres auteurs est en général assez délicate, d'une part parce que les résultats exposés ne concernent souvent qu'un seul niveau de ploïdie, d'autre part parce que l'influence des conditions de milieux est importante sur la formation des graines et des propagules.

Pour la formation des graines, on ne peut comparer qu'avec les résultats obtenus par RAAMSDONK (1985*a*), encore que ceux-ci ne concernent que peu de populations françaises. Les résultats de cet auteur s'éloignent fortement des nôtres, par le nombre de graines formées et par le classement de chaque niveau de ploïdie en fonction de ses performances. Le nombre moyen de graines formées par fleur observé par cet auteur est deux à trente fois inférieur à celui observé dans la présente étude. Quant aux performances respectives de chaque niveau de ploïdie, il observe par ordre décroissant : les di-, tétra-, penta-, hexa- et triploïdes. On peut donc s'étonner de la non concordance de ces résultats avec les nôtres. Même si le nombre de graines formées dépend des conditions climatiques, on aurait pu s'attendre à trouver au moins le même ordre dans l'aptitude à la formation des graines des différents niveaux de ploïdie.

En ce qui concerne la viabilité pollinique, les résultats de cet auteur sont également très variables suivant les populations observées, les taux de viabilité pollinique sont également très inférieurs à ceux observés dans la présente étude. Il faut cependant souligner que la taille des échantillons n'est pas la même dans les deux études ; or nous avons observé des variations assez importantes à l'intérieur même d'une population.

La formation des bulbilles et caïeux a été étudiée par LANDSTRÖM (1989) sur du matériel en provenance de Grèce. Cet auteur a observé que la multiplication végétative est très rare chez les espèces diploïdes, quand elle a lieu c'est sous la forme de « sister bulbs », ce qui a également été observé dans la présente étude (sauf pour deux populations de Provence). Pour les polyploïdes, le nombre de bulbilles formées est plus important chez les pentaploïdes et hexaploïdes (58,6 en moyenne par individu) que chez les tétraploïdes (36,6 en moyenne par individu). Ces résultats sont tout à fait opposés à ce que l'on observe en France.

Pour les populations françaises, si l'on ne considère que les valeurs significatives, il faut distinguer deux groupes pour la formation des graines en allofécondation : le groupe des di-, tri-, tétra- et hexaploïdes d'une part, celui des pentaploïdes d'autre part. Comme le souligne RAAMSDONK (1985*b*), le fait que les niveaux impairs de ploïdie soient assez fertiles est remarquable. Il est en effet fréquent dans les autres complexes polyploïdes que les niveaux impairs présentent une fertilité nulle, comme les pentaploïdes du genre *Opuntia* (GRANT & GRANT, 1982) et ceux du groupe *Achillea millefolia* (HIESEY & NOBS, 1970). On peut regretter de ne pas disposer de données complètes sur d'autres séries polyploïdes.

En ce qui concerne la viabilité pollinique, on peut distinguer dans les populations

françaises trois groupes : celui des di- et triploïdes (70-73 %), celui des hexaploïdes (52 %) et celui des tétra- et pentaploïdes (35-23 %). Ces regroupements sont remarquables à plus d'un titre. Tout d'abord, il n'y a pas de corrélation étroite entre les groupes observés ici et ceux trouvés dans l'étude de la formation des graines. On doit donc admettre, pour expliquer la grande viabilité des tri-, tétra- et hexaploïdes, d'une part que la stérilité mâle ne se retrouve pas au niveau de la macrosporogenèse, d'autre part que le pool d'allopollen est toujours suffisant pour assurer la fécondation.

La grande viabilité des triploïdes est surprenante, mais avait déjà été observée par CZAPIK (1968) et RAAMSDONK (1985 *b*). CZAPIK a examiné la microsporogenèse et a décelé de nombreux uni- et trivalents chez les triploïdes. Il faut donc admettre que ces anomalies ne perturbent pas trop la fertilité mâle. Quant à la diminution de la viabilité des niveaux 4x, 5x et 6x, elle paraît normale si l'on considère que l'on a affaire à une série autoallopolyploïde et que la méiose devient de plus en plus difficile quand le nombre de chromosomes croît (BARROS NEVES, 1952). Ceci est courant dans les séries polyploïdes : ROUSI et al. (1985) ont observé une viabilité pollinique quasi nulle chez les tétraploïdes du genre *Taraxacum*, JONES (1958) une viabilité également réduite pour les pentaploïdes d'*Holcus mollis*. On peut toutefois s'interroger sur la plus grande viabilité des hexaploïdes par rapport aux tétraploïdes. Une interprétation consiste à penser que les hexaploïdes sont déjà partiellement diploïdisés.

Sur le plan de la multiplication végétative, le classement des niveaux de ploïdie est là aussi remarquable : contrairement à ce qui a souvent été écrit, il n'existe pas de corrélation absolue entre la reproduction sexuée et la multiplication végétative. S'il semble normal que les diploïdes qui forment le plus de graines sont ceux qui produisent le moins de propagules, on aurait pu s'attendre à ce que ce soient les pentaploïdes qui en forment le plus. Or il n'en est rien, ce sont les tétraploïdes. Si l'on considère les données de la littérature sur les complexes polyploïdes, il semble que les points communs au niveau des stratégies de reproduction soient la quasi-exclusivité de la reproduction sexuée chez les diploïdes (ou les tétraploïdes quand le complexe est âgé et que les diploïdes ont disparu) et la prépondérance de la multiplication végétative pour les polyploïdes. De tels faits ont été décrits, par exemple, dans les genres *Antennaria* (BAYER, 1987 ; BAYER & STEBBINS, 1987) et *Calamagrostis* (GREENE, 1984).

LEVIN (1983) a tenté de dégager les avantages et les inconvénients de l'augmentation de la ploïdie chez les plantes. Si cet auteur a constaté certaines tendances liées à l'augmentation du nombre des chromosomes, il insiste aussi sur les nombreuses exceptions rencontrées. En comparant ses conclusions à ce que l'on observe dans le complexe *O. umbellatum*, on ne peut que souligner l'importance de ces exceptions. Les grandes tendances liées à l'augmentation de la ploïdie sont, d'après cet auteur, les suivantes : altération de la balance reproduction sexuée/multiplication végétative au profit de cette dernière, changement du nombre de fleurs par inflorescence (sans qu'il soit possible de prédire la direction de ce changement), plus grande tolérance à la sécheresse, moins grande tolérance au froid, diminution de la compétitivité. L'altération de la balance reproduction sexuée/multiplication végétative est un fait chez les *Ornithogalum*, mais ceci n'est valable que dans la comparaison diploïdes/polyploïdes ; ce n'est pas exact pour les différents polyploïdes. Il n'y a pas de changement du nombre de fleurs par individu (les diploïdes ont le même nombre de fleurs que les hexaploïdes). La plus grande tolérance des polyploïdes à la sécheresse et leur moins grande résistance au froid est vérifiée puisque les polyploïdes se retrouvent dans les régions basses et les diploïdes en montagne. Par contre, le problème de la compétitivité semble mal posé. Plutôt que de comparer la

compétitivité des diploïdes et des polyploïdes d'une même espèce (ce qu'il faudrait démontrer dans la nature), il serait plus juste de comparer les niches écologiques. En fait, les niches sont différentes pour les différents cytotypes. Les diploïdes occupent, en général, des milieux primaires (pelouses de montagnes, non ou peu perturbées par l'homme), alors que les polyploïdes occupent plutôt des milieux secondaires de basse montagne ou de plaine (forêts exploitées, cultures, bords de chemins..., c'est-à-dire des milieux anthropomorphisés).

Quant aux stratégies respectives de chaque niveau de ploïdie, il semble qu'elles soient variables pour les différents complexes. L'âge du complexe doit certainement être à considérer et donc la diploïdisation des différents niveaux, puisque chez les complexes âgés où les diploïdes ont disparu, ce sont les tétraploïdes (diploïdisés) qui se reproduisent essentiellement par voie sexuée.

Enfin, pour estimer correctement les performances de chaque stratégie de reproduction, il faudrait également tenir compte du temps de la période juvénile des bulbilles et caïeux. Une bulbille met plusieurs années avant de fleurir, alors qu'un caïeu peut fleurir dès l'année suivant sa formation, de sorte que la multiplication par caïeux est finalement plus efficace que celle par bulbilles.

CONCLUSION

Ce complexe polyploïde met en jeu deux stratégies de reproduction : reproduction sexuée (allogamie) et multiplication végétative. La balance entre ces deux modes est différente suivant les niveaux de ploïdie. Les différents caractères étudiés (reproduction sexuée, viabilité pollinique et multiplication végétative) ne varient pas dans le même sens pour chaque niveau de ploïdie et les variations observées ne sont pas toujours corrélées avec celles de la macromorphologie. Si la voie de la reproduction sexuée est privilégiée chez les diploïdes alors que c'est la multiplication végétative chez les polyploïdes, il existe des exceptions. Ainsi certaines populations diploïdes se propagent très efficacement par voie végétative et ce sont les tétraploïdes qui forment le plus de propagules. Le type de propagules est beaucoup mieux corrélé avec les trois morphes reconnus dans ce complexe (MORET et al., sous presse) : « sister bulbs » pour le morphe diploïde, caïeux pour le morphe triploïde et bulbilles pour le morphe qui rassemble les niveaux de ploïdie > 3x.

L'utilisation conjointe des deux stratégies de reproduction par les polyploïdes (et quelquefois par les diploïdes) explique la grande prolifération d'*O. umbellatum* dans des milieux très perturbés et anthropomorphisés, comme l'ont remarqué plusieurs auteurs (WILMANNS, 1989 ; MEZEV-KRICHFALUSHIY et al., 1989).

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDER, M. P., 1969. — Differential staining of aborted and non aborted pollen. *Stain technology* 44 : 117-122.

BARROS NEVES, J. de, 1952. — Estudos caryologicos no génerо *Ornithogalum* L. *Bol. Soc. Brot.* 26 : 5-192.

BAYER, R. J., 1987. — Evolution and phylogenetic relationships of the *Antennaria* (*Asteraceae* : *Inuleae*) polyploid agamic complexes. *Biol. Zent. bl.* 106 : 683-698.

BAYER, R. J. & STEBBINS, G. L., 1987. — Chromosome numbers, patterns of distribution, and apomixis in *Antennaria* (*Asteraceae* : *Inuleae*). *Syst. Bot.* 12 : 305-319.

CZAPIK, R., 1968. — The mechanisms of cytological differentiation in triploid populations of *Ornithogalum umbellatum* L. *Acta Biol. Cracov, Bot. series* 9 : 65-86.

GRANT, V. & GRANT, K. A., 1982. — Natural pentaploids in the *Opuntia lindheimeri-phaeacantha* group in Texas. *Bot. Gaz.* 143 : 117-120.

GREENE, C. W., 1984. — Sexual and apomictic reproduction in *Calamagrostis* (*Gramineae*) from Eastern North America. *Amer. J. Bot.* 71 : 285-293.

HIESEY, W. D. & NOBS, M. A., 1970. — Genetic and transplant studies on contrasting species and ecological races of the *Achillea millefolium* complex. *Bot. Gaz.* 131 : 245-259.

JONES, K., 1958. — Cytotaxonomic studies in *Holcus*. I. The chromosome complex in *Holcus mollis* L. *New Phytol.* 57 : 191-210.

LANDSTRÖM, Th., 1989. — *The species of Ornithogalum L. subg. Ornithogalum (Hyacinthaceae) in Greece.* Ph. D. Thesis, Univ. of Lund.

LEVIN, D. A., 1983. — Polyploidy and novelty in flowering plants. *Am. Nat.* 122 : 1-25.

MEZEV-KRICHFALUSHIY, G. N., KRICHFALUSHIY, V. V. & KOMENDAR, V. I., 1989. — Studies on the population biology of *Ornithogalum umbellatum* L. (*Liliaceae*) for elaboration strategy of the species survive in Transcarpathia. *Tiscia* 24 : 3-10.

MORET, J., 1987. — Systèmes de reproduction et affinités génétiques des espèces d'Ornithogales du Maroc. *Rev. Cytol. Biol. végét., Bot.*, 10 : 15-31.

MORET, J. (sous presse). — Numerical taxonomy applied to a study of some ploidy levels within the *Ornithogalum umbellatum* L. (*Hyacinthaceae*) complex in France. *Nord. J. Bot.*

MORET, J., FAVEREAU, Y. & GORENFLOT, R. (sous presse). — A biometric study of the *Ornithogalum umbellatum* L. (*Hyacinthaceae*) complex in France. *Pl. Syst. Evol.*

RAAMSDONK, L. W. D. van, 1982. — Biosystematic studies on the *umbellatum/angustifolium* complex in the genus *Ornithogalum* L. I. Typification and taxonomy. *Proceed. Roy. Neth. Acad. Sci.*, ser. C, 85 : 563-574.

RAAMSDONK, L. W. D. van, 1984. — *Biosystematic study on the umbellatum-angustifolium complex in the genus Ornithogalum L.* Ph. D. Thesis, Utrecht.

RAAMSDONK, L. W. D. van, 1985*a*. — Pollen fertility and seed formation in the *Ornithogalum umbellatum/angustifolium* complex (*Liliaceae/Scilloideae*). *Pl. Syst. Evol.* 149 : 287-297.

RAAMSDONK, L. W. D. van, 1985*b*. — Crossing and selfing experiments in the *Ornithogalum umbellatum/angustifolium* complex. *Pl. Syst. Evol.* 150 : 179-190.

RAAMSDONK, L. W. D. van, 1986. — Biosystematic studies on the *umbellatum/angustifolium* complex in the genus *Ornithogalum* (*Liliaceae*). II. Genome characterisation and evolution. *Nord. J. Bot.* 6 : 525-544.

RAAMSDONK, L. W. D. van, 1987. — Some aspects of the evolution within the genus *Ornithogalum* (*Liliaceae*). *Evol. Trends in Plants* 2 : 83-84.

RAAMSDONK, L. W. D. van & HERINGA, J., 1987. — Biosystematic studies on the *umbellatum/angustifolium* complex in the genus *Ornithogalum* (*Liliaceae*). III. Morphological analysis. *Nord. J. Bot.* 7 : 631-637.

ROUSI, A., HUTTUNEN, H. & HYRKAS-LYYTIKÄINEN, K., 1985. — Chromosomes and reproductive behaviour of Finnish *Taraxacum* agamospecies. *Nord. J. Bot.* 5 : 127-141.

WILMANNS, O. von, 1989. — Vergesellschaftung und strategie-typen pflanzen mitteleuropäischen rebkulturen. *Phytoecologia* 18 : 83-128.